

雪腐病（8）

誌名	北農
ISSN	00183490
著者名	松本,直幸
発行元	北海道農事試験場北農會
巻/号	78巻1号
巻号補足	
掲載ページ	p. 8-13
発行年月	2011年1月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



<総 説>

雪腐病 (8)

松 本 直 幸*

5. 余 話

途中で中断があるものの、私の36年間の研究生活において、雪腐病にずっと関わってこられたのは幸いであった。競争相手が少なく、新知見の多いエキサイティングな日々を送れたからである。1975年春の雪腐大粒菌核病大発生により、荒木隆男室長は、北海道農試牧草第3研究室(当時)に赴任した新人の私に、雪腐病を研究テーマとして与えられた。この研究室は牧草の育種を主体とした部にあって、病害をもっぱら扱っているユニークなものであった。抵抗性品種のスクリーニングを手伝う以外は、自分の裁量で計画を立て実験することができた。栽培条件や草種を変える圃場実験により、雪腐大粒菌核病と雪腐小粒菌核病の発生様相が異なり、富山(1955)の結論を再確認するとともに、病気の発生は宿主、病原菌と環境の相互関係による相対的なものであることを実感した。また、積雪下から植物を定期的に採取し菌を分離して、紅色雪腐病菌を含めた菌の動態を3年間観察した(Matsumoto & Araki 1982)。

その間でまず興味をもったのは、菌核である。私は当初から生態学を志向していたので、1個2個と数えることのできる菌核は、肉眼で見づらく数えることの困難な微生物にあって、格好の研究対象に思えた。融雪時に形成された菌核が晩秋の発芽までどのような推移をたどるか、生命表¹を作るため、圃場の雪腐大粒菌核病菌の菌核に目印をつけ観察した。その間にマークした菌核を見失ったり、さらに調査個体群のなかの遺伝的背景の違いをどのようにすべきか迷ってしまった。そんな時、ToddとRayner(1980)の「Fungal individualism」という総説に出会うことで、私の研究内容に「カビの個性」と

いう一貫したテーマが生まれた(松本 2004)。

1) 雪腐黒色小粒菌核病菌における個性

担子菌を主としたある種のカビにおいては、細胞質和合性に基づいた自己と非自己を認識する機構が存在し、野外においてカビの個体群は空間的に独立した個体よりなるというのが、ToddとRayner(1980)の主張である。雪腐病菌においては、雪腐小粒菌核病菌に明確な個性がみられた(松本 2009)。それぞれの個体は積雪下で増加することのない植物組織を資源として利用しているので、互いに競争相手を排除しながらそれぞれの領地を守り、遺伝的独立性を維持している。個体群の中には持つもの(分布域の広いもの、あるいは出現頻度の高いもの)と持たざるものが混在する(Matsumoto & Tajimi 1993b)。この違いは何によるものかを知るために、同一分類群内の個体間競争の実験をした。2菌株ずつ混合接種し、植物に形成された菌核がどちらの菌株のものであるかを調べることで優劣を決めることができる。菌核を培地上で発芽させ、元株の一方と対峙培養してコロニーが混じれば(細胞質的に和合性であれば)同じ菌株、両者の間に境界線を生じれば他方の菌株と判定した。雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Aにおいては、接種に用いた2つの菌株が和合性を示し、区別の判然としない菌株の組合せがいくつか存在することがわかった。これらは同じクローン(厳密にはMCG: mycelial compatibility group, 菌そう和合性群, 図22)に属すと見なされる。²

¹ 出生した一定数の個体が時間の経過につれどのように減少していくかを記載した統計表を生命表という。(沼田真編 生態学事典増補改訂版 築地書館より)

² MCGは細胞質の和合性に基づいているので、いわば臓器移植適合型のようなものである。したがって、同じMCGに属す菌株が同じクローンであるとはいえない。

* 北海道農業研究センター Naoyuki MATSUMOTO

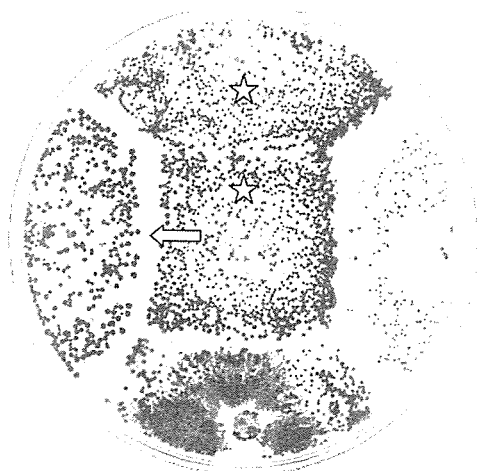


図22 雪腐黒色小粒菌核病菌における
菌そう和合性群 (MCG) の識別

5つの異なる菌株を培地の4隅と中央に接種したところ、中央の菌株と上部の菌株（星印）の接触部において特別な反応はみられず、これらは同じクローンに属すと考えられた。他の組合せでは菌株間で明瞭な境界線（矢印）が形成されたので、これらは異なるクローンである。

(1) 北海道からサハリンまでに分布する巨大な個体

北海道農業試験場において、雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Aでは少なくとも6つのMCGが複数の牧草圃場から見つかった（図23）。雪腐黒色小粒菌核病菌のなかでも、生物型Aは交配不和合性因子の解析結果から遺伝的多様性が低く（Matsumoto & Tajimi 1993a），1枚の圃場の中や近接する圃場に同じクローンが存在することは容易に予想されたが、南西部を除いて北海道全域に広く分布するMCGが見つかったことは驚きであった（Matsumotoら 1996, Matsumotoら 2000）。MCG S, 1, 2, 3, 5は浜頓別、枝幸、美深、名寄、訓子府からも発見されたが、特にMCG S（スーパーMCG）は石狩平野以東に広く分布していた。スーパーMCGに属す10菌株をDNAレベルで調べると、5つのサブクローンに分けられた（Matsumoto et al. 1996）。これらのサブクローンは4つの交配不和合性因子を共有し、それぞれ姉妹交配などにより成立した独立のジェネット（遺伝的個体、有性生殖に由来する個体が栄養的に増殖した遺伝的に同じ個体の集まり）であることがわかった。これに対し、雪腐黒色小

粒菌核病菌生物型Bや雪腐褐色小粒菌核病菌の交配不和合性因子の解析結果から、これらの菌は遺伝的に多様（Matsumoto & Tajimi 1989）で、野外においてはクローン性が低いことが示された。

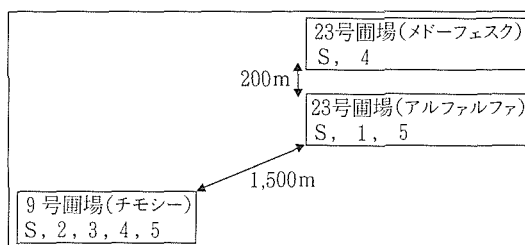


図23 北海道農業試験場（当時）牧草圃場における雪腐黒色小粒菌核病菌生物型AのMCG（菌そう和合性群）の分布

Sと1-5はそれぞれ異なるMCGを示す。

道東で採集した697の生物型A菌株の内、37.9%がスーパーMCGに属し、これは道北、道央における14.4%（466菌株中）と比べて、道東ではスーパーMCGがかなり優占していることを示す（Matsumotoら 2000）。道東においては近年の多雪化傾向により、従来の生物型Bにかわって生物型Aの被害が顕在化の中で、スーパーMCGはその中心的役割をしているものと思われる。また、道南、東北にも生物型Aは分布するものの、これらの地域由来の調査97菌株の中にはスーパーMCGに属す菌株はみられなかった。

過去の氷期において、宗谷海峡は少なくとも3回、津軽海峡は1回干上がり、サハリンや本州は北海道と陸続きになっている（小野 1990）。海峡にできた陸橋を渡って、雪腐黒色小粒菌核病菌はサハリンから北海道に侵入し、さらに東北まで到達したと考えられる。サハリンを調査したところ、スーパーMCGに属す菌株が見つかり、その中には北海道の菌株と同じジェネットに属する菌株もあった（星野ら 2004）。このジェネットは約1万年前に宗谷海峡にかかる陸橋をクローン的に拡散し、北海道に到達したが、道南にはまだたどり着いていないと考えられる。道南や本州にも分布する生物型Aは、それよりも以前に津軽海峡を渡ってきたのだろう。

(2) ゴジラパッチ

雪腐病に感染すると、他の病気同様、被害は最初の感染部位からパッチ状に広がる。植物が平面的かつ均質に生育する芝生では、融雪直後に雪腐病菌の活動の跡が均質なパッチとして観察される。パッチ内の罹病植物は通常枯死することなく、夏までには完全に回復するので、雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Bの場合、地下部に形成された菌核が翌年の伝染源となって、均質なパッチが毎年拡大するものと思われる。それぞれのパッチは一つのクローン (MCG) により占有されるので、パッチの拡大は個体の成長と見なすことができるが、自前の芝生をもっていなかったため、個体の成長について経年観察をすることはできなかった。

1998年の春、岩手県北上山地を調査中に牧草地の中に直径約60mの大きなパッチと20m程度のパッチ数個を見つけた (図24)。大きなパッチに近づいてみると、そこはオーチャードグラスが主体で、周辺部は枯死し内部には枯死を免れた植物も多くあった。枯死植物には生物型Bの菌核がみられた。この大きなパッチを、当時ハリウッドで復活した特撮映画にちなんでゴジラパッチと名付けた。ゴジラパッチの年齢をまず推定してみた。1年に0.125mパッチが拡大するとして、 $60\text{m} \div 2 \div 0.125\text{m} = 240$ 歳という結果が得られた。この推定値に疑問を抱きながら、パッチ内の枯死植物由来の分離菌株の個体群構造を調べたところ、そこには複数のMCGが検出された。つまり、一つの個体が成長してゴジラパッチになったわけではなかった。おそらく、その正体は森林や草原、牧草地に発生



図24 岩手県北上山地で見つかったゴジラパッチ (下の矢印) と小さめのパッチ (星印)

する菌輪 (フェアリーリング³⁾) により衰弱したオーチャードグラスに生物型Bが感染したものと思われる。ゴジラパッチを再訪し、フェアリーリングのキノコを確認したかったが、実現しなかった。

2) 菌核

(1) 縄文時代以降の遺跡から発見された雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Bの菌核

スーパージェネットの年齢に関し、氷河期の地史的考察の妥当性を検討してもらうため北海道開拓記念館を訪問したことがあった。その際、千歳市長都の縄文時代の遺跡 (4千年前) から発掘された直径約0.5mmの未知の球状物体について相談された。炉跡からこのような物体がたくさん見つかるということで、完全に炭化していた。一見して、これらは雪腐黒色小粒菌核病菌の菌核であると直感した。走査電子顕微鏡観察から、灰に覆われた表面の隙間から雪腐黒色小粒菌核病菌菌核に特徴的な外皮層 (rind) 細胞の模様がみられたが (図25A, 円内)、灰を除くため軽く超音波処理をただけでも外皮層は脱落し、内部の随組織がむき出しになった (図25B)。10数年経って再訪した際に、平取の遺跡から発掘された同じようなサンプルを見せていただいた。この遺跡は1667年9月23日の樽前山の噴火で埋もれたアイヌの集落である。その家屋の内外から採取されたサンプルの中に、発芽しかけたもの (図25C) がごく少数みつけた。雪腐黒色小粒菌核病菌では、菌核発芽は晩秋には終了している。火山が噴火した9月23日は、子実体形成のために一部の菌核が発芽し始めていたと解釈され、時期的にも符合する。以上の事実や内部の構造からこれらの物体は雪腐黒色小粒菌核病菌の菌核であると結論された。しかも、中には植物片の付着したもの (図25D) があって、雪腐黒色小粒菌核病菌のなかでもこれは、生物型Bの菌核であると断定した (Matsumotoら2010)。生物型Bの菌核は植物組織から離脱しづらく、離脱してもしばしば植物片が付着している。

3 フェアリーリングは、環状に発生したキノコや植物の枯死あるいは生育促進現象として認識される。大きなフェアリーリングは直径数百mにもなるという。

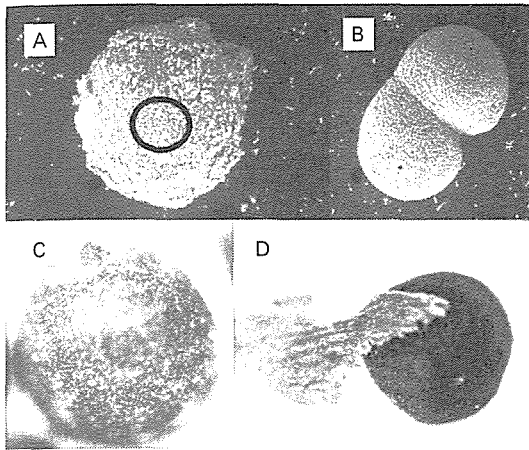


図25 古代の遺跡から発見された雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Bの菌核

A, B: 4000年前の千歳市長部の炉跡より, C, D: 400年前の平取の家屋周辺より (American Journal of Botany 978: 433-437より許可を得て転載)

このような菌核は北海道内の伊達(400年前)や雄武(1000年前)の遺跡からだけでなく、2500年前のロシア沿海地方の遺跡からも発見されている。これらの遺跡はいずれも農耕の証拠が残されており、ヒエ、アワなどの栽培植物の他に畑の雑草であるハコベの種子が含まれている。ハコベは農作物の収穫が終わった後、盛んに生育し結実するが、一部は枯死せず越冬する。単子葉植物しか侵さない生物型Bも枯死しかかったハコベは利用できる(松本 1989)。ヒエ、アワは夏作物で、秋には収穫されるので雪腐病に罹る可能性はないが、脱粒性が十分に改善されていないと、秋の収穫時にこぼれた種子が発芽して冬を迎えることも予想される。古代の人は家の周辺のゴミを炉で燃やしていたようで、生物型Bの菌核も植物と一緒に燃やされたのであろうか。

葉の化石に認められた病気の跡はしばしば報告されている。しかし、病原菌自体が古代の遺跡から発掘されることは、農耕における作物と病原菌の密接な関係にもかかわらず、めったにない。病原糸状菌が顕微鏡的な大きさであることで見過ごされている可能性が大きい。菌核が肉眼で見える大きさだったことが、おもしろい発見につながった。

(2) 菌核に関する生命表

菌核を形成する雪腐病菌は、春から秋までの休眠

期を菌核として過ごす。融雪時に植物体に残された菌核がすべて秋まで生存するとは考えづらい。ごく一部の菌核は小動物に捕食されるようである(Matsumoto & Tajimi 1985, 星野 2003)が、菌核の生存に与える影響は菌寄生性の糸状菌によるところが大きい。菌核の生存曲線を描くため、雪腐褐色小粒菌核病菌と雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Aの菌核の野外における生存率を5月上旬から11月下旬まで調査した(Matsumoto & Tajimi 1985)。雪腐褐色小粒菌核病菌の菌核生存率は処理81日後(7月25日)には地表面に置いたもので24.2%、深さ1 cmの地中に埋めたものでは5%であった。これに対し、生物型Aでは地表、地中を問わず、約90%が実験終了時まで生存した(図26)。死滅した菌核からは *Coniothyrium minitans*, *Clonostachys rosea* (*Gliocladium roseum*), *Trichoderma* spp., *Verticillium lecanii* などの著名な菌寄生菌が分離され、これらは菌核に対し顕著な病原性を示した。

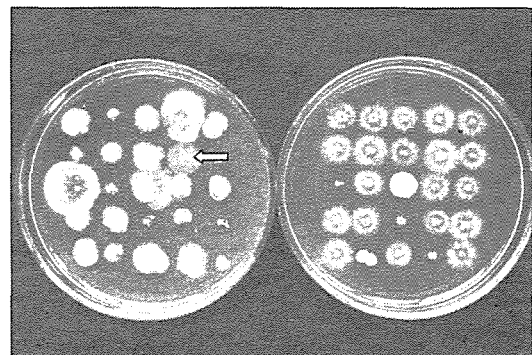


図26 雪腐小粒菌核病菌核の野外における生存

雪腐褐色小粒菌核病菌(左)では1個の菌核のみが生き残り菌糸を生育させたが(矢印)、雪腐黒色小粒菌核病菌生物型A(右)ではほとんどの菌核が生き残った。

菌核の生存曲線の違いは両者の生活史戦略の差異を反映している。雪腐褐色小粒菌核病菌では菌核の大部分が休眠中に死滅しても、生き残ったわずかな菌核が感染性のある担子胞子を多数形成し、空気伝染(Matsumoto & Araki 1982, Matsumoto & Tajimi 1985)することにより次世代を回復できる多産多死型の戦略をとっている。これに対し、雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Aでは担子胞子に感染能力はなく、菌核から直接伸長した菌糸(図27 A)や古くなった子実体より伸長した菌糸が主た

る感染源となる。したがって、本菌においては次世代の増殖程度は個々の菌核の生存率に負うところが大きい、少産少死型の戦略になっている。

夏期の観察結果では、生物型Aの菌核は実験終了時点(11月25日)においてもほとんど発芽していなかったが、10月25日には、本菌以外の糸状菌が分離される頻度が上昇する傾向を示し、生存率は70%台に低下していた(Matsumoto & Tajimi 1985)。これは菌核が発芽を開始し始めるとともに、菌寄生菌の侵害を受けやすくなっている可能性を示唆している。休眠中には菌核内部の髓組織は強く結合し、しばしば菌核は中空になっているが、発芽の前段階になると髓組織の結合がゆるみ内部には成長した菌糸とおもわれる構造が充満してくる(Matsumotoら 2010)。その際には栄養分が菌核の外部に漏れ、周辺の微生物の活動も活発化してくると考えられる。

実際の圃場において、晩秋の雪腐黒色小粒菌核病菌生物型A菌核645個を調べたところ(松本2008)、75%は発芽しており、そのうちの約半数は子実体が離脱し、外皮のみが脱け殻として残っていた(図27B矢印)。未発芽の菌核は、表面は白い菌糸で覆われているが外観は正常で内部は堅いもの(図27B)と、堅くてしわが寄り干しぶどう状になったもの(図27C)とに大別された。こ

れらからはほぼ100%の確率で、本菌以外の糸状菌が生育してきた。これらの糸状菌のなかには前述のような有力な菌寄生菌はなく、菌糸や胞子が着色したDematiaceaeに属する菌が分離された。これらの中には培地上で菌核の生存を低下させるものもあった(図27D)。

以上のことから、少なくとも根雪前に多湿になる我が国においては、雪腐黒色小粒菌核病生物型Aの菌核が何年にもわたって耐久生存することはないと考えられる。菌核の大多数は休眠状態で死滅することなく越冬した後、晩秋に覚醒し発芽を開始し始める。休眠から覚醒し発芽するまでの期間は、弱い菌寄生菌により生存が脅かされているものと推定される。夏期の休眠状態の菌核を侵害する菌寄生菌相と晩秋の覚醒した菌核を侵す菌相は異なっていると思われるが、今後の詳細な研究が必要である。

以上の知見から、雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Aは1年で生活史を全うし、菌核が複数年にわたり休眠することはないことがほぼ明らかになった。秋播コムギにおいては、本菌の宿主とならない他の夏作物と輪作することで病原菌の量を減少させることが可能である。圃場に残ったスズメノカタビラ、ハコベやオオツメクサなどの雑草が宿主植物として、次世代への橋渡しをしていると考えられるので、輪作とともに圃場衛生は発生を低減させる要点の一つといえる。

3) 結語

冬損という言葉を、コムギ関係者からは近年ほとんど聞かれなくなった。雪腐病という病気が認知されたためだろう。秋播コムギに対する抵抗性も以前に比べ強化され、1998-99年冬のような異常年でない限り、甚大な被害が発生することはないと思われる。秋播コムギや牧草において、抵抗性の付与は北海道においては忘れてはならない課題である。その際には、どのような問題があるか、常にモニターしておく必要がある。たとえば、道東における根雪の早期化傾向は、雪腐病の発生相を今までの雪腐大粒菌核病菌、雪腐黒色小粒菌核病生物型B中心から、雪腐黒色小粒菌核病生物型Aへと転換した(Matsumotoら 2000)。このよ

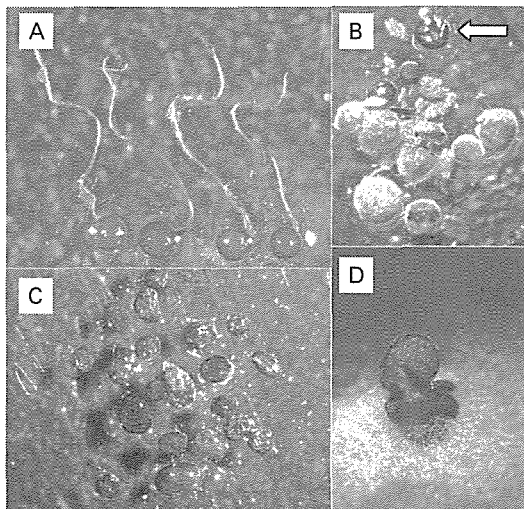


図27 晩秋の圃場における雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Aの菌核(A~B)とそこから分離される他の糸状菌による生存の低下(D)

うな変化に対しては、育種目標の明確化、柔軟な対応と関係機関の連携(山口ら 1995, 竹田・中島 1997, 竹田ら 1998)で解決される。また、品種の変更は、結果として秋播コムギのスッポヌケ病の発生を抑制した(松本直幸 2010a)例もある。

しかし、昨今の暖冬傾向により雪腐病に対する耕種の防除が忘れ去られようとしているのも事実である。2008年春の十勝における新播チモシーに雪腐大粒菌核病が発生した(佐藤ら 2009)のはこのような背景によるところが大きい(松本 2010b)。いずれにせよ、積雪を予測するのはむずかしいので、積雪条件に応じた雪腐病被害発生モデルを作物・品種毎に作成し、融雪直後に直ちに対策を講じることのできるよう、マニュアル化しておくことも必要であろう。

謝 辞

いままで多数の方々に支えられて雪腐病の研究を行うことができました。紙面の都合もありお名前を列挙できませんが、これらの方々有形無形の援助に改めてお礼申し上げます。

文 献

- 1) 星野 保 (2003) : ガマノホタケ類の菌核を嚼めるもの, 利尻研究 22 : 7-8.
- 2) 星野 保・オレグB.トカチェンコ・川上 顕・藤原峰子・松本直幸 (2004) : 北海道ーサハリンに分布する雪腐黒色小粒菌核病菌クロウンの年齢は一万歳以上である, 日植病報70 : 232.
- 3) 松本直幸 (1989) : 雪腐小粒菌核病菌の種生学的研究, 北海道農試研報 152 : 91-162.
- 4) 松本直幸 (2004) : 病原糸状菌の個体群構造の解析とその防除への応用, 日植病報 70 : 152-155.
- 5) 松本直幸 (2008) : 晩秋における雪腐黒色小粒菌核病菌生物型Aの菌核不発芽, 日植病報 74 : 212.
- 6) 松本直幸 (2009) : 雪腐病(2), 北農 76 : 283-289.
- 7) 松本直幸 (2010a) : 雪腐病(5), 北農 77 : 135-141.
- 8) 松本直幸 (2010b) : 雪腐病(6), 北農 77 : 249-253.
- 9) Matsumoto N & Araki T (1982) : Field observation of snow mold pathogens of grasses under snow cover in Sapporo. Res. Bull. Hokkaido Natl. Agric. Exp. Stn. 135 : 1-10.
- 10) Matsumoto N & Tajimi A (1985) : Field survival of sclerotia of *Typhula incarnata* and of *T. ishikariensis* biotype A. Can. J. Bot. 63 : 1126-1128.
- 11) Matsumoto N & Tajimi A (1989) : Incompatibility alleles in populations of *Typhula incarnata* and *T. ishikariensis* biotype B in an undisturbed habitat. Tans. Mycol. Soc. Japan 30 : 373-376.
- 12) Matsumoto N & Tajimi A (1993a) : Interfertility in *Typhula ishikariensis* biotype A. Trans. Mycol. Soc. Japan 34 : 209-213.
- 13) Matsumoto N & Tajimi A (1993b) : Effect of cropping history on the population structure of *Typhula incarnata* and *Typhula ishikariensis*. Can. J. Bot. 71 : 1434-1440.
- 14) Matsumoto N, Uchiyama K & Tsushima S (1996) : Genetics of *Typhula ishikariensis* biotype A belonging to a vegetative compatibility group. Can. J. Bot. 74 : 1695-1700.
- 15) Matsumoto N, Kawakami A, & Izutsu S (2000) : Distribution of *Typhula ishikariensis* biotype A isolates belonging to a predominant mycelial compatibility group. J. Gen. Plant Pathol. 66 : 103-108.
- 16) Matsumoto N, Hoshino T, Yamada G, Kawakami A & Takada-Hoshino Y (2010) : Sclerotia of *Typhula ishikariensis* biotype B (Typhulaceae) from archeological sites (4000 to 400 BP) in Hokkaido, northern Japan. Amer. J. Bot. 97 : 433-437.
- 17) 小野有五 (1990) : 北の陸橋, 第4紀研究・29 : 183-192.
- 18) 竹田芳彦・中島和彦 (1997) : 根鋤地域に適応するアルファルファ (*Medicago sativa* L.) 品種の特性 1. 造成年における耐冬性とその関連形質の品種間差異, Grassland Science 43 : 144-149.
- 19) 竹田芳彦・内山和宏・中島和彦・山口秀和 (1998) : アルファルファ (*Medicago sativa* L.) 品種におけるそばかす病抵抗性の個体変異並びにその選抜効果, Grassland Science 44 : 73-79.
- 20) Todd NK and Rayner ADM (1980) : Fungal individualism. Sci. Prog. 66 : 331-354.
- 21) 佐藤友昭・阿部隆齊・餌取率子・谷 英雄・山川政明・森本正隆 (2009) : 十勝地方日高山麓地帯のチモシーに発生した冬枯れ症状について, 北海道草地研究会報 43 : 43.
- 22) 富山宏平 (1955) : 麦類雪腐病に関する研究, 北海道農試報告 47 : 1-234.
- 23) 山口秀和・内山和宏・澤井 晃・我 有満・植田精一・真木芳助・松浦正宏・杉信賢一・佐藤倫造・竹田芳彦・中島和彦・千葉一美・越智弘明・澤田嘉昭・玉掛秀人 (1995) : アルファルファの新品種「ヒサワカバ」の育成とその特性, 北海道農試研報 161 : 17-31.